粗饲料对幼龄反刍动物瘤胃发育的影响及其作用机制

解　彪[1,2]　张乃锋[1*]　张春香[2]　刁其玉[1]

（1.中国农业科学院饲料研究所，农业部饲料生物技术重点试验室，北京 100081;2.山西农业大学动物科技学院，太谷 030801）

摘　要：幼龄反刍动物瘤胃具有结构和功能不完善、微生物区系不健全等特点，出生后的前几个月瘤胃结构和功能发生了巨大的变化，并且幼龄阶段瘤胃结构和功能的发育程度直接影响到成年反刍动物的生产性能。研究发现仅饲喂精饲料容易引起幼畜瘤胃液 pH 降低、瘤胃乳头凝集和角化不全等症状，而补饲粗饲料明显提高了瘤胃液 pH、促进了瘤胃肌肉层的发育及维持了瘤胃壁健康。本文综述了近年来关于粗饲料来源、水平和颗粒大小等对幼龄反刍动物瘤胃组织形态、微生物区系、发酵参数及瘤胃上皮物质吸收和转运功能的影响，并对其可能的机制进行阐述，以期为粗饲料在幼龄反刍动物饲粮中的应用研究提供参考。

关键字：幼龄反刍动物；粗饲料；瘤胃；调控；机制

中图分类号：S823；S826

幼龄反刍动物从出生到成年其消化系统的结构与功能经历了巨大生理变化，其中瘤胃的发育变化至关重要。出生时，幼畜主要通过皱胃和小肠吸收葡萄糖获取能量，而成年后则主要依赖瘤胃吸收挥发性脂肪酸（VFA）提供能量[1-2]。这种生理功能的巨大变化与瘤胃的发育有密切关系，包括瘤胃微生物区系、发酵功能、组织形态等。幼畜瘤胃发育程度受许多因素的影响[3-5]，其中固体饲料的采食量及性质对瘤胃发育具有重要影响[6]。固体饲料来源通常可以分为精饲料和粗饲料2大类，一般认为精饲料含大量的易发酵碳水化合物，发酵产物产生大量的丙酸和丁酸，促进了瘤胃表皮的快速发育[7]。与精饲料相比，粗饲料具有能量浓度低、瘤胃中发酵速率和排空速率慢等特点[8]。因此，NRC及部分研究者[9]并不推荐给断奶前反刍动物提供粗饲料。但仅给断奶前幼畜饲喂精饲料饲粮可能引起发酵产物的快速积累，进而导致瘤胃液pH降低，乳头的角化不全和瘤胃上皮黏膜结块现象[10]，最终使瘤胃上皮对营养物质吸收受到影响[11]。近年来研究发现，粗饲料可以提高瘤胃液pH、增加瘤胃容积、促进瘤胃肌肉层的发育和维持表皮的完整性[12]，甚至提高生产性能[6,13-15]。因此，本文重点阐述近年来粗饲料对幼龄反刍动物瘤胃发育的影响及作用机制，旨在为幼龄反刍动物纤维营养

收稿日期：2017-10-18
基金项目：公益性行业（农业）科研专项经费（201303143；201403049）
作者简介：解彪（1991-），男，山西清徐人，硕士研究生，研究方向为动物营养与饲料科学。E-mail xiebiao1122@163.com
*通信作者：张乃锋，研究员，博士生导师，E-mail: zhangnaifeng@caas.cn

的研究提供理论依据。

1 粗饲料对幼龄反刍动物生产性能的影响

目前，关于断奶前补饲粗饲料对幼龄反刍动物生产性能影响尚存争议，但是大部分研究表明补饲幼畜粗饲料提高了生产性能。Castells等[13]发现补饲犊牛燕麦干草、大麦秸秆和黑麦青贮提高了开食料采食量、平均日增重（ADG）及末重，然而补饲苜蓿并未发现类似结果。同样，Terré等[16]研究发现补饲燕麦干草提高了断奶后开食料采食量、ADG及末重。此外，Nemati等[6]在犊牛开食料中添加不同水平和粒度大小的苜蓿干草，发现当饲粮苜蓿干草水平为25%时，长苜蓿干草组较短苜蓿组有更高的ADG，然而在饲粮苜蓿干草水平为12.5%时并未发现苜蓿粒度大小对生产性能的影响。最近，Ebnali等[17]对比了苜蓿以全混合日粮（TMR）形式和颗粒化形式饲喂对犊牛生产性能的影响，发现补饲苜蓿较全精饲料组提高了断奶前和断奶后干物质采食量（DMI），但是苜蓿以TMR形式饲喂较颗粒化饲喂提高了断奶后DMI。以上研究均表明，断奶前补饲幼畜粗饲料能够提高幼畜生产性能，但对生产性能的效果又因粗饲料来源、水平、物理形式、饲喂形式等的不同而产生差异性的结果。不同于以上研究者，Hill等[8]发现饲粮添加大豆壳或者干草均降低了犊牛断奶后DMI和ADG，并且随着粗饲料水平的增加，DMI和ADG均线性降低。Jahani-Moghadam等[18]探究了饲喂高液体饲料的前提下不同粗饲料形式对犊牛生产性能的影响，发现饲喂幼畜一定长度的苜蓿组和颗粒化苜蓿组与全精饲料组生产性能无显著差异。

通常认为补饲幼畜粗饲料提高了开食料的采食量是由于改善瘤胃内环境。当饲喂幼畜全精饲料饲粮时，大量易发酵碳水化合物（尤其是淀粉）快速发酵产生大量VFA，加之幼畜瘤胃发育不完全，使得瘤胃液pH降低[10]，甚至有学者认为会导致瘤胃酸中毒[19]，最终抑制采食。相反，采食粗饲料有利于维持适宜瘤胃内环境[20]，相应地提高了幼畜采食量和ADG。Imani等[19]采用Meta分析方法研究饲喂犊牛不同类型的开食料情况下补饲粗饲料对生产性能的影响，发现当精饲料以粉状或者颗粒化形式饲喂幼畜较粗粉形式饲喂提高了饲粮采食量。这可能是由于粉状和颗粒化开食料增加了与瘤胃液接触表面积导致发酵速度加快。此外，开食料在颗粒化过程中淀粉的糊化也有利于其在瘤胃中降解，这就最终引起了瘤胃液pH降低。此情况下，补饲粗饲料提高了瘤胃液pH，并为瘤胃液保持适宜pH，最终提高了采食量。相反，粗粉形式的开食料其淀粉降解速率慢，幼畜对粗饲料的需求较低。此情况下，补饲粗饲料可能会由于粗饲料能量浓度低和排空速率慢等特点导致胃肠道食糜的相对充盈，抑制采食，阻碍生长发育。Hill等[8]试验中采用的即为粗粉形式的开食料，这可能就是导致生产性能降低的原因。

综上所述，粗饲料对幼畜生产性能的影响不仅受粗饲料来源、水平和物理性状的调控，而且还受到饲喂形式和液体饲料饲喂策略的影响。

2 粗饲料对幼龄反刍动物瘤胃组织形态的影响

幼龄反刍动物从出生到成年，瘤胃重量和体积发生了巨大变化，这与饲粮组成息息相关。固体饲料（尤其是粗饲料）的扩充作用是瘤胃容积发育的因素之一[21]。断奶前的幼龄反刍动物消化能力低，粗饲料在瘤胃中流通速率低、占据空间大，粗饲料的物理充盈作用促进瘤胃容积的增加[22]；容积的增大又有利于瘤胃容纳更多的饲料，因此瘤胃容积与饲料的扩充作用相辅相成。粗饲料的物理刺激促进了瘤胃肌肉的发育，而瘤胃肌肉层的发育是瘤胃容积增大的另一因素[23]，同时也是重量增加的原因之一。粗饲料影响瘤胃体积和重量，同时，精饲料对瘤胃体积和重量也具有重要作用。精饲料发酵产生的 VFA 等物质的化学刺激促进瘤胃上皮细胞增殖，这种细胞水平的增殖是瘤胃体积和重量变化的基础。

幼龄反刍动物瘤胃组织形态的发育直接影响成年后的采食量和消化能力，良好的组织形态有利于反刍动物充分发挥生产性能和提高饲料利用效率。瘤胃的组织形态学发育指标包括瘤胃上皮细胞生长，瘤胃乳头形态，角质层以及瘤胃壁厚度、肌肉层厚度等。瘤胃乳头是其黏膜上皮的小突起，乳头长度、宽度、密度直接关系到瘤胃表皮与内容物接触的表面积。一般认为精饲料发酵产生的VFA等的化学刺激对瘤胃乳头的发育起主要作用，VFA促进瘤胃乳头的发育，其中丁酸刺激作用最强，其次为丙酸，乙酸最弱[24]。但是，Suárez等[10]研究了不同碳水化合物来源的饲粮对犊牛瘤胃发育的影响，结果表明饲喂犊牛全精饲料饲粮出现严重的瘤胃乳头的结块（大量黏性食糜、毛发和细胞碎片黏附于瘤胃乳头）和黏膜发育不良现象。随后，其在粗饲料来源和精粗比对犊牛瘤胃发育研究中发现粗饲料降低了瘤胃乳头结块和瘤胃黏膜发育不良现象[12]。这表明粗饲料有助于维持瘤胃乳头正常形态，为机体营养物质的吸收提供保障。此外，Yang等[14]发现补饲苜蓿草提高了羔羊瘤胃乳头长度。综上所述，瘤胃乳头的发育不仅需要精饲料饲粮发酵产生的VFA等的化学刺激，粗饲料对于乳头的正常发育同样具有重要作用。而粗饲料对于瘤胃乳头发育的内在机制尚不清楚，有待于进一步研究。

瘤胃上皮分为角质层、颗粒层、棘层和基底层，角质层对瘤胃上皮具有保护作用。角质层的细胞层数是角质化程度的直接体现，与饲粮的结构有关。反刍动物的瘤胃上皮通过不断与瘤胃内食糜的摩擦，致使角质层细胞脱落而不断更新。当饲粮对瘤胃上皮角质层的清除能力减弱时，瘤胃鳞状上皮细胞产生坚硬的角蛋白层，形成角化不全[11]；过厚的角质层会降低 VFA 的吸收、瘤胃上皮血液流动和引起乳头退化和脱落[22]。研究表明，高精饲料饲粮在促进瘤胃表皮发育的同时，容易造成犊牛和羔羊角化不全症[25]。其主要原因是精饲料较低

的物理性状（颗粒度小、研磨值低），同时发酵产生大量 VFA 和较低的瘤胃液 pH。相反，粗饲料粒度尺寸大和纤维含量高，具有较高粗糙性和研磨值，其通过与瘤胃表皮不断的接触能够移除角蛋白或者死亡的上皮细胞，使瘤胃上皮具有适宜的角化程度和完整性。此外，Mirzaei 等[26]的研究表明，在较低苜蓿水平（8%）时，增加苜蓿粒度大小降低了瘤胃壁角质层厚度，而在高苜蓿水平（16%）时，并未有此现象。这表明，粒度大小对瘤胃的影响还与苜蓿水平有关。此外，干草有利于促进幼畜肌肉层的增厚[27]。肌肉层不断增厚主要有 2 方面意义：一方面为瘤胃容纳更多食糜提供支撑；另一方面，为瘤胃蠕动提供强大力量，使食糜与微生物充分混匀[28]。

3 粗饲料对幼龄反刍动物瘤胃微生物区系的影响

反刍动物瘤胃内存在与宿主有共生关系的微生物区系，包括瘤胃细菌、厌氧真菌和瘤胃原虫。瘤胃为这些微生物定植和增殖提供适宜环境，相应地微生物通过分解和利用饲粮产生 VFA、微生物蛋白和维生素等来满足宿主机体营养物质的需要。幼龄反刍动物出生后瘤胃微生物存在明显的定植顺序[29]。出生后不久主要为厌氧、兼性厌氧和需氧菌，随后主要为严格厌氧菌。Jiao 等[30]指出，瘤胃微生物区系的建立要早于瘤胃代谢和组织结构的发育。瘤胃微生物区系的建立可能是幼龄反刍动物瘤胃发育的核心要素。

研究表明，羔羊出生后 2~4 d 可在瘤胃中发现纤维分解菌，并在出生后 10 d 左右达到与成年动物相似水平[31-32]。在采食开食料前，幼龄反刍动物瘤胃内纤维分解菌的定植为其利用纤维物质提供了基本条件。目前，关于粗饲料对幼龄反刍动物瘤胃微生物区系影响的研究报道非常少。Yáñez-Ruiz 等[33]发现饲喂精饲料加粗饲料比仅饲喂粗饲料提高了断奶前羔羊瘤胃细菌总数，降低了产琥珀酸丝状杆菌和产甲烷菌数量，说明幼畜瘤胃微生物区系结构和菌群组成与饲粮类型相关。杨宏波[34]研究表明，在 DMI 相同的条件下，犊牛瘤胃中白色瘤胃球菌、溶纤维丁酸弧菌、嗜淀粉瘤胃杆菌及乳酸杆菌数量均随颗粒料中粗饲料水平升高而显著升高。采用基于高通量测序的宏基因组等技术为研究粗饲料调控反刍动物瘤胃微生物区系变化规律提供了科学的手段和工具，通过这些技术可获得大量微生物信息。在成年山羊上，刘玉洁[35]发现高谷物饲粮可降低瘤胃微生物区系的多样性指数（Chao1、Ace 和 Shannon 指数）和组成，导致瘤胃内菌群趋于简单。在门水平上，高谷物饲粮导致瘤胃液中放线菌门（Actinobacteria）、纤维菌门（Fbrobacteres）、蛋白菌门（Proteobacteria）和软壁菌门（Tenericutes）相对丰度降低；在属水平上，导致瘤胃液中反刍兽月形单胞菌属（*Selenomonas*）和瘤胃球菌属（*Ruminococcus*）相对丰度增加，但是降低了丁酸弧菌属（*Butyrivibrio*）相对丰度。高谷物饲粮抑制纤维分解菌的生长，而促进淀粉分解菌的生长，这主要是由于饲粮组成不同，

最终引起瘤胃液 pH 不同。目前，关于粗饲料水平和来源等对早期断奶幼畜瘤胃微生物区系的影响机制及影响效应的持续性等还未见研究报道。因此，有必要利用现代分子生物技术进一步研究探索，为理解幼畜瘤胃对粗饲料的适应机制提供理论依据。

4 粗饲料对幼龄反刍动物瘤胃发酵参数的影响

瘤胃微生物的定植和发酵底物的存在是瘤胃发酵活动的基础。研究表明，犊牛在2周龄时可在瘤胃中检测到VFA[22]，8周龄时VFA浓度就可达到成年动物水平[9]。但是，碳水化合物的结构、来源和水平会影响VFA和瘤胃微生物的变化，导致瘤胃发酵模式的改变，从而影响瘤胃的发育。粗饲料对总挥发酸性脂肪酸（TVFA）浓度的影响不同试验有不同结果。Castells等[36]的研究结果表明，添加粗饲料降低瘤胃液TVFA浓度。相反，Beiranvand等[21]的试验结果却表明，添加粗饲料提高瘤胃液TVFA浓度，并且受饲粮粗饲料水平的影响。而Nemati等[15]研究表明，粗饲料不影响瘤胃液TVFA浓度。研究表明，粗饲料对幼畜固体饲料采食量的影响不仅与饲粮粗饲料水平有关[15]，与粗饲料粒度大小也有密切关系[6]，而采食量直接关系到幼畜的瘤胃发育[37]。对比以上3个试验可以发现，第1个试验中粗饲料并不影响采食量，而后2个试验中添加粗饲料促进了幼畜采食量。以上关于粗饲料对瘤胃液TVFA浓度不一致的原因，可能是由于不同试验粗饲料水平和粒度大小差异，引起瘤胃发育程度不同，最总导致了瘤胃液TVFA浓度的不同[6,26]。

通常情况下，与仅饲喂幼畜精饲料相比，补饲粗饲料提高了瘤胃液乙酸浓度，降低了丙酸浓度，同时提高了乙酸/丙酸[14,28]。关于饲喂幼畜粗饲料改变瘤胃发酵类型其原因一方面是粗饲料中非结构性碳水化合物有利于纤维分解菌的增殖，导致发酵产生大量乙酸[38]；另一方面饲喂粗饲料提高瘤胃液pH，瘤胃液较高的pH同样有利于纤维分解菌的增殖[39]，从而增加乙酸/丙酸。Suárez等[12]发现饲粮精粗比为7:3时，秸秆组较干草组和玉米青贮组提高了瘤胃液乙酸浓度，而丙酸浓度不受影响；精粗比（玉米青贮）为4:6组较7:3组提高了瘤胃液丙酸浓度，而对乙酸浓度无显著影响。另外，Nemati等[6]通过研究补饲不同长度的苜蓿干草对犊牛发酵参数的影响，发现提高苜蓿长度瘤胃液乙酸/丙酸也相应增加。以上试验结果表明，在不同粗饲料水平下，来源及粒度大小间对幼畜瘤胃液中乙酸和丙酸浓度也存在影响。Coverdale等[40]研究发现，补饲不同水平苜蓿较全精饲料组显著降低了瘤胃液丁酸浓度。其原因可能是苜蓿中结构碳水化合物含量高，发酵产生丁酸浓度低。也可能是饲喂幼畜粗饲料提高了瘤胃上皮对丁酸的代谢，导致瘤胃液丁酸浓度的降低[15]。此外，已有研究发现高苜蓿水平饲粮提高了犊牛血清β-羟丁酸浓度（BHBA）浓度[6]，BHBA可以作为衡量瘤胃壁代谢功能的指标，这也进一步说明粗饲料可能会促进丁酸在瘤胃上皮中的代谢，导致瘤胃液丁

酸浓度降低。关于粗饲料对幼畜瘤胃液丁酸和血液BHBA浓度的影响还有待进一步分子机制的研究。

适宜的瘤胃液pH对幼龄反刍动物瘤胃发育、微生物发酵和机体健康具有重要意义[20,38,41]。幼畜仅饲喂精饲料导致瘤胃液pH降低[10]，其原因是由于精饲料中易发酵碳水化合物快速发酵，使瘤胃内TVFA浓度升高[41]；另外，幼畜瘤胃发育尚未健全，快速产生的VFA超出了瘤胃上皮吸收的能力，这也是引起pH降低的原因[1]。相反，补饲粗饲料显著提高了瘤胃液pH[20,14]。这是因为粗饲料在瘤胃中发酵速度慢，并且纤维类物质可促进幼龄反刍动物的反刍行为，从而刺激唾液腺分泌大量唾液随食糜进入瘤胃，引起瘤胃液pH升高。粗饲料的粒度大小在维持适宜瘤胃液pH中同样具有重要作用。Nemati等[6]发现饲喂犊牛长苜蓿提高了犊牛瘤胃液pH。其原因除纤维类物质在瘤胃中发酵特点外，还可能是由于大粒度的苜蓿研磨值高，对瘤胃的物理刺激有利于维持适宜的角质层厚度，从而提高瘤胃壁对VFA的吸收能力，并维持瘤胃液pH。Mirzaei等[26]的研究结果却与Nemati等[6]的相反，即不同粒度大小的苜蓿对瘤胃液pH无显著影响。对比2个试验可以发现，试验因素（苜蓿的粒度大小）存在明显差异，这也是导致试验结果不一致的原因。Terré等[16]在研究中发现饲喂粗饲料显著提高了瘤胃液pH，而通过大豆壳提高开食料中NDF水平对瘤胃液pH无显著影响[36]。这是由于大豆壳较粗饲料具有更高的纤维和果胶类物质含量及更低的木质素含量，导致瘤胃中的发酵速率快，刺激反刍动物咀嚼活动和唾液分泌能力降低。同时，说明瘤胃液pH受纤维来源的影响。综上所述，粗饲料可以提高瘤胃液pH，并将有利于维持在较稳定的水平上，但是瘤胃液pH又受粗饲料水平、来源和粒度大小的影响。

5 粗饲料对幼龄反刍动物瘤胃 VFA 吸收和转运功能的影响

瘤胃微生物代谢产生的VFA是反刍动物能量的主要来源，可为机体提供所需能量的60%~80%[42]。目前，认为瘤胃上皮顶端对VFA的吸收方式主要存在2种方式：1）以质子化的亲脂扩散；2）载体介导的挥发性脂肪酸酸根离子（VFA^-）与碳酸氢根离子（HCO_3^-）的非扩散性吸收。瘤胃上皮基底层VFA的排出主要由单羧酸转运蛋白（MCT）完成。已经明确的瘤胃上皮表达的VFA转运载体有3种，分别为VFA^-与HCO_3^-交换载体[DRA、PAT1和阴离子交换蛋白2（AE2）]、MCT（MCT1和MCT4）及阴离子通道。

在成年反刍动物上的有关粗饲料研究表明，提高饲粮中的粗饲料比例，会引起瘤胃上皮中VFA转运载体*DRA*与*MCT*1的mRNA表达量的降低[43]。Yan等[44]发现当饲粮粗饲料由65%提高到90%时，山羊瘤胃上皮中的VFA^-与HCO_3^-交换载体（*DRA*、*PAT*1和*AE*2）和*MCT* mRNA表达量均均显著降低。这就提示，饲喂高比例的粗饲料可能会降低瘤胃上皮对VFA的吸收能

力。通过以上试验可以发现，成年反刍动物瘤胃上皮VFA转运相关基因的mRNA的表达量受饲粮粗饲料比例的影响。另外，翁秀秀[45]研究表明，饲喂优质粗饲料较低质玉米秸秆提高了瘤胃表皮*MCT*1 mRNA的表达。这也提示，瘤胃上皮细胞VFA的转运可能还受粗饲料来源的影响。钠氢交换蛋白（NHE）是存在与细胞膜表面的离子转运蛋白，通过将细胞内的氢离子（H^+）与细胞外的钠离子（Na^+）按照等比例进行跨膜交换，调节细胞内的酸碱平衡。研究表明，粗饲料除影响瘤胃上皮中VFA转运载体的mRNA表达还会影响瘤胃上皮中pH调节蛋白mRNA的表达。Yan等[44]的试验结果表明，饲喂高比例粗饲料降低了山羊瘤胃表皮细胞内pH调节蛋白（NHE1、NHE2和NHE3）mRNA表达量。低比例粗饲料组VFA转运载体与细胞内pH调节蛋白mRNA表达同时升高，对瘤胃上皮有着重要的生理意义。瘤胃上皮细胞吸收VFA会伴随细胞内的H^+浓度升高，细胞内的pH下降，这就需要pH调节蛋白来帮助排出胞内的H^+，维持内环境的稳定，保证细胞的正常生理活动。目前，关于粗饲料对幼龄反刍动物瘤胃上皮VFA吸收转运相关基因表达影响的研究报道非常少。Castells等[36]发现，断奶前犊牛饲喂粗饲料组较仅饲喂精饲料组显著提高了瘤胃表皮VFA转运基因（*MCT*-1）mRNA的表达量。MCT-1位于瘤胃上皮基底层，主要功能是将瘤胃上皮中的乳酸、乙酸及H^+转运至血液中。Castells等[36]的试验结果中补饲粗饲料降低了瘤胃液中TVFA浓度，这可能与粗饲料提高了*MCT*-1 mRNA的表达量有关。因为MCT-1通过提高上皮细胞内H^+转出，使pH降低，引起VFA以质子化的亲脂扩散或者VFA^-与HCO_3^-交换载体表达增加，最终使瘤胃中TVFA浓度降低。此外，Castells等[36]的试验结果还表明，补饲苜蓿组犊牛较补饲燕麦组提高了瘤胃表皮*NHE*1 mRNA表达量。这就提示pH调节蛋白mRNA的表达量受不同粗饲料来源的影响。有关粗饲料对幼畜瘤胃上皮分子变化机制的研究较少。另外，幼龄反刍动物瘤胃结构和功能不完善，其发育程度易受饲粮结构的影响。因此，未来研究应致力于探究粗饲料对瘤胃上皮分子变化机制，以期更好地理解瘤胃黏膜的发育、表皮细胞的分化和细胞内代谢机制。

6 小 结

粗饲料对幼龄反刍动物生产性能和瘤胃发育具有重要意义。饲喂幼畜粗饲料可以提高生产性能，这主要是由于粗饲料不仅在促进瘤胃重量大小、维持乳头形态和适宜角质层厚度等瘤胃结构方面具有重要作用；而且粗饲料在改变瘤胃微生物区系、提高瘤胃液pH及促进瘤胃上皮细胞VFA吸收转运蛋白mRNA的表达等瘤胃功能的完善方面也发挥积极作用。尽管粗饲料在幼龄反刍动物饲粮中已有部分应用研究，并且已知幼畜瘤胃发育受粗饲料来源、水平和粒度大小的影响，但是在作用机理方面还很缺乏相关研究。因此，在试验因子方面建议从粗饲料水平、粒度大小及相互作用方面探究对早期断奶幼畜瘤胃发育机制的影响；在试验方

法方面建议利用宏基因组、宏转录组及代谢组学等现代分子生物学技术，针对瘤胃表皮营养物质吸收转运、代谢机制和微生物区系进行深入探讨，为瘤胃形态、VFA吸收代谢及微生物区系三者间的相互作用提供理论依据。

参考文献:

[1] VI RLB,MCLEOD K R,KLOTZ J L,et al.Rumen development,intestinal growth and hepatic metabolism in the pre-and postweaning ruminant[J].Journal of Dairy Science,2004,87(1):E55–E65.

[2] DRACKLEY J K.Calf nutrition from birth to breeding[J].Veterinary Clinics of North America Food Animal Practice,2008,24(1):55–86.

[3] 柴建民,刁其玉,屠焰,等.早期断奶时间对湖羊羔羊组织器官发育、屠宰性能和肉品质的影响[J].动物营养学报,2014,26(7):1838–1847.

[4] 祁敏丽,马铁伟,刁其玉,等.饲粮营养限制对断奶湖羊羔羊生长、屠宰性能以及器官发育的影响[J].畜牧兽医学报,2016,47(8):1601–1609.

[5] 王海超,张乃锋,柴建民,等.人工哺育代乳粉对湖羊双胎羔羊生长发育、营养物质消化和血清学指标的影响[J].动物营养学报,2015,27(2):436–447.

[6] NEMATI M,AMANLOU H,KHORVASH M,et al.Rumen fermentation,blood metabolites,and growth performance of calves during transition from liquid to solid feed:effects of dietary level and particle size of alfalfa hay[J].Journal of Dairy Science,2015,98(10):7131–7141.

[7] SANDER E G,WARNER R G,HARRISON H N,et al.The stimulatory effect of sodium butyrate and sodium propionate on the development of rumen mucosa in the young calf[J].Journal of Dairy Science,1959,42(9):1600–1605.

[8] HILL T M,BATEMAN H G,ALDRICH J M,et al.Effects of the amount of chopped hay or cottonseed hulls in a textured calf starter on young calf performance[J].Journal of Dairy Science,2008,91(7):2684–2693.

[9] NRC.Nutrient requirements of dairy cattle[S].7th ed.Washington,D.C.:National Academies Press,2001.

[10] SUÁREZ B J,VAN REENEN C G,BELDMAN G,et al.Effects of supplementing concentrates differing in carbohydrate composition in veal calf diets: Ⅰ Animal performance and rumen fermentation characteristics[J].Journal of Dairy Science,2006,89(11):4365–4375.

[11] HINDERS R G,OWEN F G.Relation of ruminal parakeratosis development to volatile fatty acid absorption[J].Journal of Dairy Science,1965,48(8):1069–1073.

[12] SUÁREZ B J,VAN REENEN C G,STOCKHOFE N,et al.Effect of roughage source and roughage to concentrate ratio on animal performance and rumen development in veal calves[J].Journal of Dairy Science,2007,90(5):2390–2403.

[13] CASTELLS L,BACH A,ARAUJO G,et al.Effect of different forage sources on performance and feeding behavior of Holstein calves[J].Journal of Dairy Science,2012,95(1):286–293.

[14] YANG B,HE B,WANG S S,et al.Early supplementation of starter pellets with alfalfa improves the performance of pre- and postweaning *Hu* lambs[J].Journal of Animal Science,2015,93(10):4984–4994.

[15] NEMATI M,AMANLOU H,KHORVASH M,et al.Effect of different alfalfa hay levels on growth performance,rumen fermentation,and structural growth of Holstein dairy calves[J].Journal of Animal Science,2016,94(3):1141–1148.

[16] TERRÉ M,PEDRALS E,DALMAU A,et al.What do preweaned and weaned calves need in the diet:A high fiber content or a forage source[J].Journal of Dairy Science,2013,96(8):5217–5225.

[17] EBNALI A,KHORVASH M,GHORBANI G R,et al.Effects of forage offering method on performance,rumen fermentation,nutrient digestibility and nutritional behaviour in Holstein dairy calves[J].Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition,2016,100(5):820–827.

[18] JAHANI-MOGHADAM M,MAHJOUBI E,YAZDI M H,et al.Effects of alfalfa hay and its physical form (chopped versus pelleted) on performance of Holstein calves[J].Journal of Dairy Science,2015,98(6):4055–4061.

[19] IMANI M,MIRZAEI M,BAGHBANZADEH-NOBARI B,et al.Effects of forage provision to dairy calves on growth performance and rumen fermentation:a Meta-analysis and Meta-regression[J].Journal of Dairy Science,2017,100(2):1136–1150.

[20] KHAN M A,WEARY D M,VON KEYSERLINGK M A G.Hay intake improves performance and rumen development of calves fed higher quantities of milk[J].Journal of Dairy Science,2011,94(7):3547–3553.

[21] BEIRANVAND H,GHORBANI G R,KHORVASH M,et al.Interactions of alfalfa hay and sodium propionate on dairy calf performance and rumen development[J].Journal of Dairy

Science,2014,97(4):2270–2280.

[22] BEHARKA A A,NAGARAJA T G,MORRILL J L,et al.Effects of form of the diet on anatomical,microbial,and fermentative development of the rumen of neonatal calves[J].Journal of Dairy Science,1998,81(7):1946–1955.

[23] NOROUZIAN M A,VALIZADEH R.Effect of forage inclusion and particle size in diets of neonatal lambs on performance and rumen development[J].Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition,2014,98(6):1095–1101.

[24] FLATT W P,WARNER R G,LOOSLI J K.Influence of purified materials on the development of the ruminant stomach[J].Journal of Dairy Science,1958,41(11):1593–1600.

[25] GREENWOOD R H,MORRILL J L,TITGEMEYER E C,et al.A new method of measuring diet abrasion and its effect on the development of the forestomach[J].Journal of Dairy Science,1997,80(10):2534–2541.

[26] MIRZAEI M,KHORVASH M,GHORBANI G R,et al.Effects of supplementation level and particle size of alfalfa hay on growth characteristics and rumen development in dairy calves[J].Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition,2015,99(3):553–564.

[27] NOROUZIAN M A,VALIZADEH R,VAHMANI P.Rumen development and growth of Balouchi lambs offered alfalfa hay pre-and post-weaning[J].Tropical Animal Health and Production,2011,43(6):1169–1174.

[28] 王立斌.在饲喂开食料的基础上补饲苜蓿对犊牛胃肠道发育的影响[D].博士学位论文.北京:中国农业大学, 2013.

[29] FONTY G,JOUANY J P,SENAUD J,et al.The evolution of microflora,microfauna and digestion in the rumen of lambs from birth to 4 months[J].Canadian Journal of Animal Science,1984,64(5):165–166.

[30] JIAO J,LI X,BEAUCHEMIN K A,et al.Rumen development process in goats as affected by supplemental feeding v Grazing:age-related anatomic development,functional achievement and microbial colonisation[J].British Journal of Nutrition,2015,113(6):1–13.

[31] FONTY G,GOUET P,JOUANY J P,et al.Establishment of the microflora and anaerobic fungi in the rumen of lambs[J].Microbiology,1987,133(7):1835–1843.

[32] MORVAN B,DORE J,RIEU-LESME F,et al.Establishment of hydrogen-utilizing bacteria in the rumen of the newborn lamb[J].FEMS Microbiology Letters,1994,117(3):249–256.

[33] YÁÑEZ-RUIZ D R,MACÍAS B,PINLOCHE E,et al.The persistence of bacterial and methanogenic archaeal communities residing in the rumen of young lambs[J].FEMS Microbiology Ecology,2010,72(2):272–278.

[34] 杨宏波.不同精粗比颗粒饲料对3～6月龄犊牛生长性能和胃肠道发育的影响[D].硕士学位论文. 扬州:扬州大学,2015.

[35] 刘玉洁.高谷物日粮对山羊瘤胃微生物区系和瘤胃、血清、肝脏中代谢物组成的影响[D].硕士学位论文. 南京:南京农业大学,2015.

[36] CASTELLS L,BACH A,ARIS A,et al.Effects of forage provision to young calves on rumen fermentation and development of the gastrointestinal tract[J].Journal of Dairy Science,2013,96(8):5226–5236.

[37] 王世琴.补饲料NDF水平对哺乳羔羊消化道发育的影响[D].硕士学位论文. 兰州:甘肃农业大学,2013.

[38] CALSAMIGLIA S,CARDOZO P W,FERRET A,et al.Changes in rumen microbial fermentation are due to a combined effect of type of diet and pH[J].Journal of Animal Science,2008,86(3):702–711.

[39] GRANT R J,COLENBRANDER V F,MERTENS D R.Milk fat depression in dairy cows:role of silage particle size[J].Journal of Dairy Science,1990,73(7):1834–1842.

[40] COVERDALE J A,TYLER H D,BRUMM J A,et al.Effect of various levels of forage and form of diet on rumen development and growth in calves[J].ournal of Dairy Science,2004,87(8):2554–2562.

[41] LAARMAN A H,OBA M.Short communication:effect of calf starter on rumen pH of Holstein dairy calves at weaning[J].Journal of Dairy Science,2011,94(11):5661–5664.

[42] BERGMAN E N.Energy contributions of volatile fatty acids from the gastrointestinal tract in various species[J].Physiological Reviews,1990,70(2):567–590.

[43] KUZINSKI J,RÖNTGEN M.The mRNA and protein expression of ruminal MCT1 is increased by feeding a mixed hay/concentrate diet compared with hay ad libitum diet[J].Archiv Fur Tierzucht,2011,54(3).

[44] YAN L,ZHANG B,SHEN Z.Dietary modulation of the expression of genes involved in short-chain fatty acid absorption in the rumen epithelium is related to short-chain fatty acid concentration and pH in the rumen of goats[J].Journal of Dairy

Science,2014,97(9):5668–5675.
[45] 翁秀秀.饲喂不同日粮奶牛瘤胃发酵和VFA吸收特性及其相关基因表达的研究[D].博士学位论文. 兰州:甘肃农业大学,2013.

Effects of Forage on Rumen Development in Young Ruminants and Its Mechanisms

XIE Biao[1,2] ZHANG Naifeng[1*] ZHANG Chunxiang[2] DIAO Qiyu[1]
(1. *Key Laboratory of Feed Biotechnology of the Ministry of Agriculture, Feed Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China;* 2. College of *Animal Science and Technology, Shanxi Agricultural University, Taigu* 030801, *China)*

Abstract: The rumen of young ruminants is non-functional with un-complete structure, and its microbiota has not yet been established. Structure and function of rumen undergo great changes in the first few months after birth. Meanwhile, functional rumen is vital to promote performance in adult life. Recent studies have shown that feeding young ruminants with only concentrate feeds reduced rumen fluid pH and caused ruminal papillae clumping and hyperkeratinization. However, supplemented feeding forage early in life can increase rumen fluid pH, stimulate the development of muscular layer of the rumen, and maintain healthiness of the rumen wall. This paper mainly reviewed effects of source, level and particle size of forage on regulating ruminal structure and morphology, microbiota, fermentation parameters and epithelium function of adsorption and transportation, and the potential mechanisms were also reviewed, aiming to provide references for the application of forage in feed of young ruminants.

Key words: young ruminant; forage; rumen; regulation; mechanism

*Corresponding author, professor, E-mail: zhangnaifeng@caas.cn (责任编辑 王智航)